茄二十八星瓢虫成虫天花板爬行行为研究

华登科[1], 桂连友[1,*], Gilles BOITEAU[2], 罗 杰[1]

(1. 长江大学农学院昆虫研究所, 湖北荆州 434025; 2. Agriculture and Agri-Food Canada, Potato Research Centre, Fredericton, NB, E3B 4Z7, New Brunswick, Canada)

摘要:【目的】探明茄二十八星瓢虫 *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fabricius) 成虫的天花板爬行行为,为气流控制技术防治农业害虫提供技术参数。【方法】本研究通过采用录像观察法对茄二十八星瓢虫雌雄成虫的天花板爬行行为进行观测,明确其成虫的运动行为参数,并分析了其步速分别与步距、步频和负荷因数的关系。【结果】茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时的速度为 3.77 ~ 19.32 mm/s,步距为 2.63 ~ 4.51 mm,步频范围为 1.32 ~ 4.74 Hz。步距和步频均与速度之间存在极显著线性关系,速度的增加同时依靠步距和步频的增加, 但步距的变化相对步频的变化小;前足、中足和后足的负荷因数均随着速度的提高而降低,且负荷因数均与速度存在显著相关性;一个步态周期内,足的摆动时间均远小于支撑时间。【结论】茄二十八星瓢虫成虫天花板爬行时速度的增加主要是依靠步频的提高来实现。

关键词: 茄二十八星瓢虫; 运动力学; 天花板表面; 爬行行为; 步态

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2016)10-1115-08

Locomotive behavior of *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults moving on ceiling substrata

HUA Deng-Ke[1], GUI Lian-You[1,*], Gilles BOITEAU[2], LUO Jie[1] (1. Institute of Insect, College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China; 2. Agriculture and Agri-Food Canada, Potato Research Centre, Fredericton, NB, E3B 4Z7, New Brunswick, Canada)

Abstract:【Aim】This study aims to elucidate the locomotive behavior of adults of the 28-spotted potato ladybird, *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fabricius) moving on ceiling substrata, so as to provide references for pneumatic control technology to be developed and used in prevention and control of agricultural insect pests in China. 【Methods】 Based on the observation with a Sony camera the locomotive behavior parameters of adult *H. vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata were determined, and the relationship between velocity and stride length, stride frequency and duty factor was analyzed respectively.【Results】The results showed that *H. vigintioctopunctata* adults moved at a speed of 3.77 - 19.32 mm/s, with a stride length of 2.63 - 4.51 mm, and a stride frequency of 1.32 - 4.74 Hz on ceiling substrata. The stride length and stride frequency were both significantly affected by speed and increased with increasing velocity, but stride length changed less than stride frequency. The duty factors of each leg were significantly affected by speed and decreased with increasing velocity. In one stride period, the time of the transfer phase was much less than that of the support phase.【Conclusion】 *H. vigintioctopunctata* adults increase their velocity largely by increasing their stride frequency, compared with the effects of stride length.

Key words: *Henosepilachna vigintioctopunctata*; mechanics of motion; cyclone insect collector; ceiling substrata; locomotive behavior; gait

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAD19B06-09)

作者简介: 华登科, 男, 1989 年生, 湖北红安人, 硕士研究生, 主要从事农业害虫综合治理研究, E-mail: hderrick@yeah.net

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: guilianyou@126.com

收稿日期 Received: 2016-08-02; 接受日期 Accepted: 2016-09-28

在亿万年的进化过程中，动物形成了与周围环境高度适应的形态结构和运动方式，当然这也是其捕食、逃逸、生殖、繁衍等行为的基础（Manter, 1938; Frantsevich *et al.*, 2008）。动物在壁面运动时具有快速、平稳、灵活等特点（Dickinson *et al.*, 2000）。最新研究表明，南加州螨 *Paratarsotomus macropalpis* 是世界速度最快的动物，其每秒移动距离是其体长的 322 倍，还擅长急停和骤然改变运动方向（Rubin *et al.*, 2014, 2016）。壁虎运动过程中的控制策略、步态和体态调整、抓附与脱附转换以及生物学效应等是研究的热点之一（Zaaf *et al.*, 2001; Autumn *et al.*, 2006; 吉爱红, 2007; Li *et al.*, 2009）。

动物的运动姿态有两类：一类是竖直姿态（upright posture），以大多数哺乳动物为代表；另一类是平卧姿态（sprawled posture），以昆虫为代表。平卧姿态运动比竖直姿态运动能产生更大的侧向力，因而运动过程中更稳定和灵活（Bartsch, 2003）。步态是指步行体在运动的过程中各部位在时间和空间上的一种协调关系（蔡自兴, 2006; 韩龙宝, 2012）。步态是维持运动的稳定性和灵活性的一个重要因素（Brown and Huissoon, 2000; 陈东辉等, 2003）。表征运动行为特征的参数如下：步态周期（stride period）、步频（stride frequency）、步距（stride length）、步速（velocity）、负荷因数（duty factor）、支撑相（support phase）和摆动相（transfer phase）。昆虫的运动步态为三角步态（Full and Tu, 1990, 1991）。Bartsch（2003）将昆虫的 6 只足分为两组，形成两个三角。一组由左前足、右中足和左后足组成一个三角形，另外一组由右前足、左中足和右后足组成另一个三角形。昆虫向前爬行时，一组处于支撑相，另一组处于摆动相，这样使得昆虫始终被一组稳定的三角结构支撑。

昆虫运动的步态控制是有层次性和模块化的（张健鹏等, 2009）。一个基本的步态控制依赖于 3 个层次的不同控制回路共同作用：其一，神经-力学控制层；其二，CPG（central pattern generator）控制的前馈回路；其三，皮层活动区。各个模块和层次之间必须相互作用，相互耦合才能实现运动的稳定和高效（Holmes *et al.*, 2006）。当然，各个层次和模块在相互耦合的同时，又都具有一定的独立性，分工明确，各尽其能。Schmitt 和 Holmes（2000）建立了昆虫爬行时的动力学方程，并提出力学和几何定理主导的控制行为在维持昆虫运动过程中的稳定性方面起到了十分重要的作用。Brown 和 Loeb（2000）将昆虫运动过程中神经肌肉骨骼系统对扰动的固有响应称之为预反射（preflex），并认为单纯的物理及几何力学对维持昆虫运动过程中的稳定有着非凡的作用，因而在一定程度上将神经中枢系统解放出来，以处理其他事情，从而提高效率。

动物要实现在天花板表面爬行，必须在过驱动的情况下协调控制其运动和受力，对其运动学和动力学的研究一直是仿生学上的热门（陈建敏, 2012）。顾文华（2010）研究大壁虎 *Gekko gecko* 的运动力学时，以测力平台与水平面的角度来定义倾斜表面，180°表面实质上对应是天花板表面。类彦锋（2011）研究黄斑蝽 *Erthesina fullo* 的运动学与动力学时，定义以地球的公法线向外为正，正/负/零表面分别对应于水平面、天花板与竖直面，天花板爬行即为负表面爬行。

茄二十八星瓢虫 *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fabricius) 是茄科植物上的重要害虫（Yoshiaki, 1980）。茄二十八星瓢虫在茄子叶片正反面上可以自由地爬行，这是其对茄子叶片造成危害的基础。气流控制农业害虫技术的工作原理是利用流动的空气消灭农作物上的害虫，它属于物理机械防治的范畴，被认为是替代药剂防治方法之一（Panneton *et al.*, 2001）。捕虫机又称吸虫机，是利用气流控制技术原理制造产生流动的空气清除、杀死和收集农作物上害虫的一种机械装置。桂连友研究小组从 2011 年开始开展了有关旋风式气流捕虫机（cyclone insect collector）防治蔬菜害虫的研究（张善彪等, 2013; 华登科等, 2014），第一次提出利用旋风（龙卷风）气流控制害虫的新原理（顶部侧面斜下向吹气，顶部中心吸气组合，产生龙卷风），并制造出 3 台旋风式气流捕虫机样机。

在应用捕虫机防治大田作物上的害虫时，当捕虫机第一次通过后，会有部分害虫残留在植物上（Boiteau *et al.*, 1992）。害虫在叶片上的抓附力、在吸虫机内部的压力场和风场中姿态以及上下面积差与吸虫机清除效率之间存在一定的相关性。昆虫运动有三要素：体重、平衡和驱动能力（Delcomyn, 1984）。因此，在设计旋风式气流捕虫机的过程中，依据空气动力学原理，明确害虫在捕虫机内气流中的离心力与气压和气动冲量平衡的关系之前，害虫在气旋作用下的爬行行为是研究的基础之一。本研究通过采用录像观察法对茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行行为进行观测，明确其成虫的运动行为

参数,以及步速分别与步距、步频和负荷因数的关系,以期为进一步研发和利用气流控制技术防治农业害虫提供技术参数。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

供试虫源为茄二十八星瓢虫 *H. vigintioctopunctata* 雌雄成虫。从湖北省荆州市长江大学西校区植物园(30°21′17″ N,112°8′23″ E)的荆州白茄 *Solanum melongena* L. 上采集的成虫,置于培养皿(直径 90 mm,高 18 mm)中,培养皿底部铺一张湿润的滤纸,培养皿内放置一小团湿润的棉花,培养皿中放入新鲜的番茄 *Solanum lycopersicum* 叶片,在人工气候箱(宁波江南仪器厂制造,RXZ 型(多段编程))中恒温饲养(温度为 25 ±1℃,相对湿度为 80%±5%,光周期为 12L:12D),以所饲养的茄二十八星瓢虫的后代成虫(羽化后 2 ~3 d)作为供试虫源。试验于 2015 年 7 – 8 月在实验室(空调房)进行,室温为 22 ~ 26℃,光源为自然光。

1.2　天花板爬行行为观测

爬行行为观测系统由摄像、实验平台和固定结构 3 部分组成。实验采用 Sony 摄像机(HXR-MC58C,Exmor R™ CMOS 成像器,帧数 30 fps,像素 92.1 万)由铁架台和三脚架固定,并放置在实验平台上(图 1：A)。培养皿由一个圆盘状的底和一个盖组成,茄二十八星瓢虫在培养皿盖的内壁上爬行(图 1：B)。运动参数测定时,则需用双面胶(广东省东莞市旭生包装材料有限公司)将坐标纸平整粘贴于培养皿底的内壁,以作为标尺刻度(1 cm)(图 1：C)。步态序列观察时,不需坐标纸。培养皿盖对应的外壁上方垂直空间即为摄像机的拍摄位点。

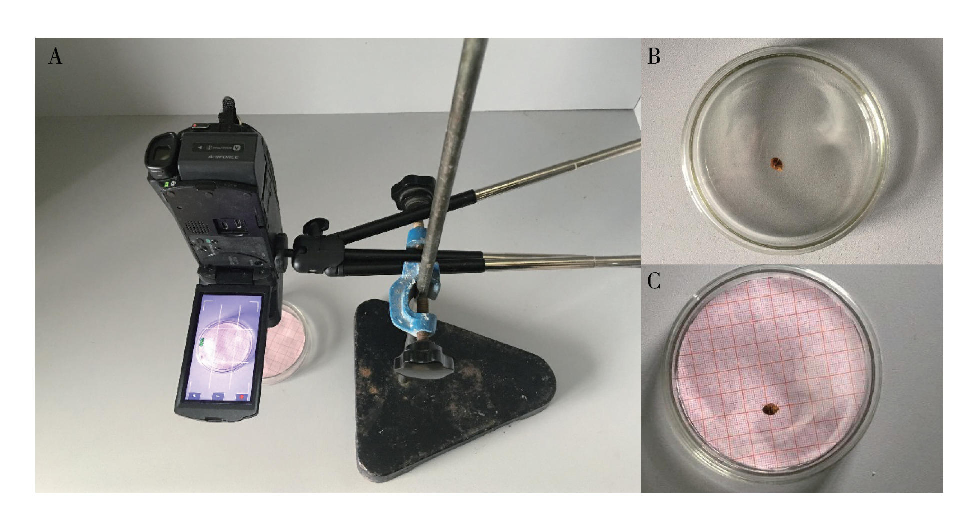


图 1　茄二十八星瓢虫成虫天花板爬行行为观测系统

Fig. 1　Observation platform of locomotive behavior of *Henosepilachna vigintioctopunctata* adults moving on ceiling substrata

A：测定装置 Observation platform；B：培养皿 Petri dish；C：含标尺的培养皿 Petri dish within graph paper.

1.3　影像处理及数据提取

采用 Adobe Premiere Pro CC 软件(Adobe 公司)(简称 PR 软件)分析影像文件,得到以下运动行为参数:步态周期、步频、步距、负荷因数和速度。将影像文件用 PR 软件导出为一帧一帧的图片,图片格式为 JPEG,并用 Image J 软件对长度等参数进行测量。

1.4　数据处理

试验所有的数据均采用 SPSS(SPSS Inc., Chicago, USA)数据处理系统进行分析。步态周期是指爬行一个完整的周期所需的时间;步频是指单位时间内运动的步态周期的次数;步距是指一个步态周期内,身体相对于地面的位移;负荷因数是指单个足的支撑时间占步态周期的比例;步速是指步距与步态周期的比值;支撑相是指足着地的状态;摆动相是指足从地面抬起,处于空中的状态。

茄二十八星瓢虫的成虫 3 对足,左侧分别为左前足(left foreleg, LF)、左中足(left midleg, LM)和左后足(left hindleg, LH),右侧分别为右前足(right foreleg, RF)、右中足(right midleg, RM)和右后足(right hindleg, RH)。茄二十八星瓢虫身体具有左右对称性,统计检验左右两侧对应步足的相关参数(步频、步距、负荷因数等),发现左右两侧对应步足的各参数没有显著性差异,后续分析将左右两侧对

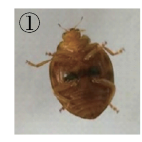
应步足的各个参数合并分析。速度分别与步频、步距、负荷因数的关系进行直线线性相关性分析。雌雄成虫的速度、步频和步距差异采用单因子方差分析，雌雄成虫的负荷因数差异比较时，先进行反正弦平方根转换，再采用单因子方差分析，平均数差异均采用 Tukey 法多重比较。

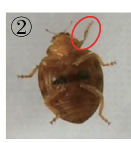
2 结果与分析

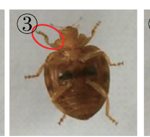
2.1 雌成虫天花板爬行

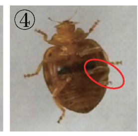
以右前足（RF）接触培养皿表面瞬间为一个步态周期的起始点（状态①），茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行时的运动步态序列：先迈出右前足（RF）（状态②），RF 落地后迈出左前足（LF）（状态③），LF 落地之后迈出右后足（RH）（状态④），RH 落地之后迈出左后足（LH）（状态⑤），LH 落地一段时间后迈出右中足（RM）（状态⑥），RM 落地一段时间后迈出左中足（LM）（状态⑦），这样就完成了一个步态周期（图 2）

茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行时，足的摆动时间远小于支撑时间。后足的摆动时间小于前足和中足的摆动时间（图 3）。

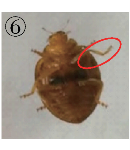












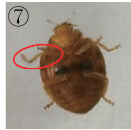


图 2 茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行步态序列图

Fig. 2 Gait sequence of female adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

①－⑦：步足状态 Gait of each leg.

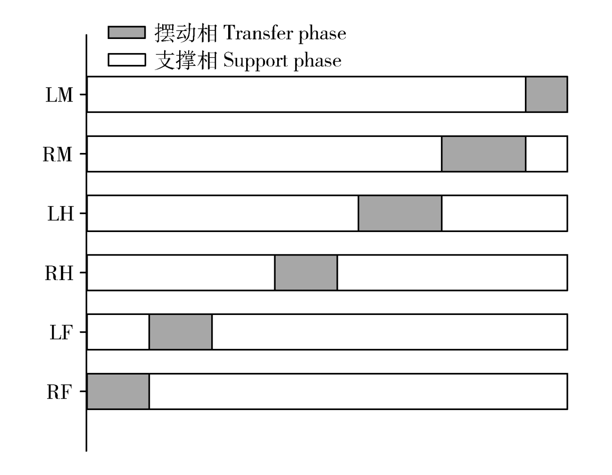


图 3 茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行步足状态

Fig. 3 Support and transfer phase of female adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

LF：左前足 Left foreleg；LM：左中足 Left midleg；LH：左后足 Left hindleg；RF：右前足 Right foreleg；RM：右中足 Right midleg；RH：右后足 Right hindleg.

茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行时的速度为 3.77～19.32 mm/s，步距为 2.63～4.51 mm，步频范围为 1.32～4.29 Hz。步距与速度存在极显著线性关系（ANOVA，$R^2=0.705$，$F=19.095$，$df=1,8$，$P=0.0024$，步距 $=0.1018\times$ 速度 $+2.2313$）；步频与速度存在极显著线性关系（ANOVA，$R^2=0.764$，$F=25.964$，$df=1,8$，$P=0.0009$，步频 $=0.1932\times$ 速度 $+0.9957$）。速度的增加同时依靠步距和步频的增加，但步距的变化相对步频的变化小，主要还是依靠步频的提高来实现（图 4：A）。前足、中足和后足负荷因数与速度均存在极显著相关性（ANOVA，前足：$R^2=0.402$，$F=12.104$，$df=1,18$，$P=0.0027$，负荷因数 $=-0.0127\times$ 速度 $+0.8971$；中足：$R^2=0.453$，$F=14.905$，$df=1,18$，$P=0.0011$，负荷因数 $=-0.0126\times$ 速度 $+0.9345$；后足：$R^2=0.492$，$F=17.461$，$df=1,18$，$P=0.0006$，负荷因数 $=-0.0104\times$ 速度 $+0.9082$），每只足的负荷因数均随着速度的增加而减小（图 4：B）。

2.2 雄成虫天花板爬行

以右前足 RF 接触培养皿表面瞬间为一个步态周期的起始点（状态①），茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行时的运动步态序列：先迈出右前足（RF）（状态②），RF 落地后迈出左前足（LF）（状态③），LF 落地之后迈出右后足（RH）（状态④），RH 落地之后迈出左后足（LH）（状态⑤），LH 落地一段时间后迈出右中足（RM）（状态⑥），RM 落地一段时间后迈出左中足（LM）（状态⑦），这样就完成了一个步态周期（图 5）。

茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行时，足的摆动时间远小于支撑时间。前足的摆动时间大于中足和后足的摆动时间（图 6）。

茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行时的速度为 7.85～17.45 mm/s，步距为 2.85～3.86 mm，步频范围为 2.73～4.74 Hz。步距与速度存在极显著线性

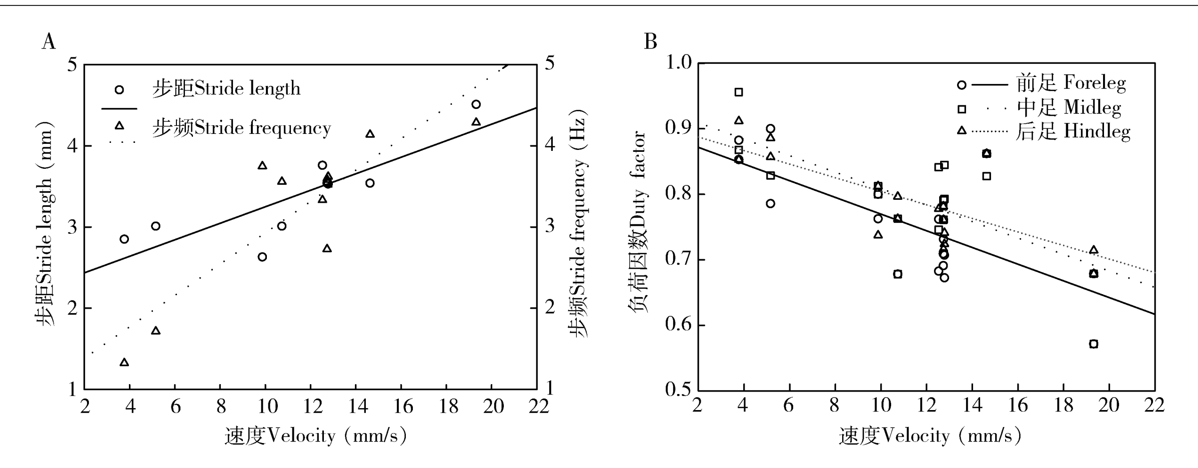


图 4　茄二十八星瓢虫雌成虫天花板爬行步距、步频(A)和负荷因数(B)与速度的线性回归

Fig. 4　Linear regression between velocity and stride length, stride frequency (A) and duty factor (B) of female adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata



图 5　茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行步态序列图

Fig. 5　Gait sequence of male adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

①－⑦：步足状态 Gait of each leg.

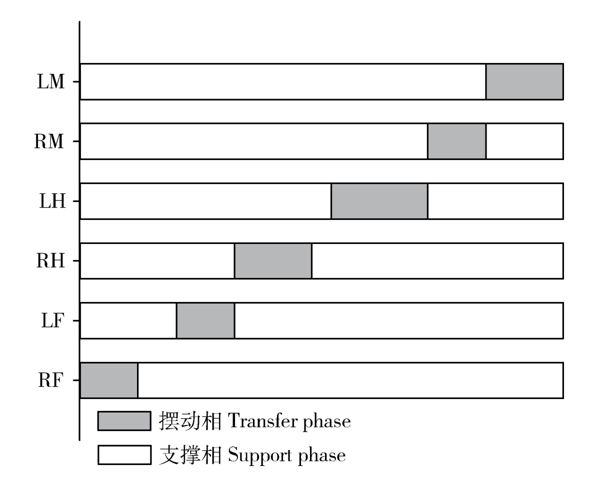


图 6　茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行步足状态

Fig. 6　Support and transfer phase of male adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

LF：左前足 Left foreleg；LM：左中足 Left midleg；LH：左后足 Left hindleg；RF：右前足 Right foreleg；RM：右中足 Right midleg；RH：右后足 Right hindleg.

关系(ANOVA，R^2＝0.643，F＝14.378，df＝1，8，P＝0.0053，步距＝0.0997×速度＋2.2061)；步频与速度存在极显著线性关系(ANOVA，R^2＝0.872，F＝54.367，df＝1，8，P＝0.0001，步频＝0.1897×速度＋1.2162)。速度的增加同时依靠步距和步频的增加，但步距的变化相对步频的变化小，主要还是依靠步频的提高来实现(图 7：A)。前足、中足和后足负荷因数与速度均存在显著相关性(ANOVA，前足：R^2＝0.322，F＝8.554，df＝1，18，P＝0.0090，负荷因数＝－0.0126×速度＋0.8781；中足：R^2＝0.208，F＝4.718，df＝1，18，P＝0.0435，负荷因数＝－0.0074×速度＋0.8623；后足：R^2＝0.421，F＝13.081，df＝1，18，P＝0.0020，负荷因数＝－0.0140×速度＋0.9341)，每只足的负荷因数均随着速度的增加而减小(图 7：B)。

2.3　雌雄成虫天花板爬行比较

茄二十八星瓢虫成虫天花板爬行时，运动步态大部分与 Bartsch(2003)的规则三角步态一致，但无论雌雄成虫均存在同侧两足与另一侧一足形成不规则三角形的步态，如两前足与一侧后足形成一个三角形，两中足与另一侧后足形成另一个三角形(图 2，图 5)。茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时的速度(F＝0.095，df＝1，18，P＝0.7614)(图 8：A)、步距(F＝0，df＝1，18，P＝0.9850)(图 8：B)、步频(F＝0.574，df＝1，18，P＝0.4583)(图 8：C)和负荷因数(F＝2.668，df＝1，118，P＝0.1050)(图 8：D)均无显著差异。

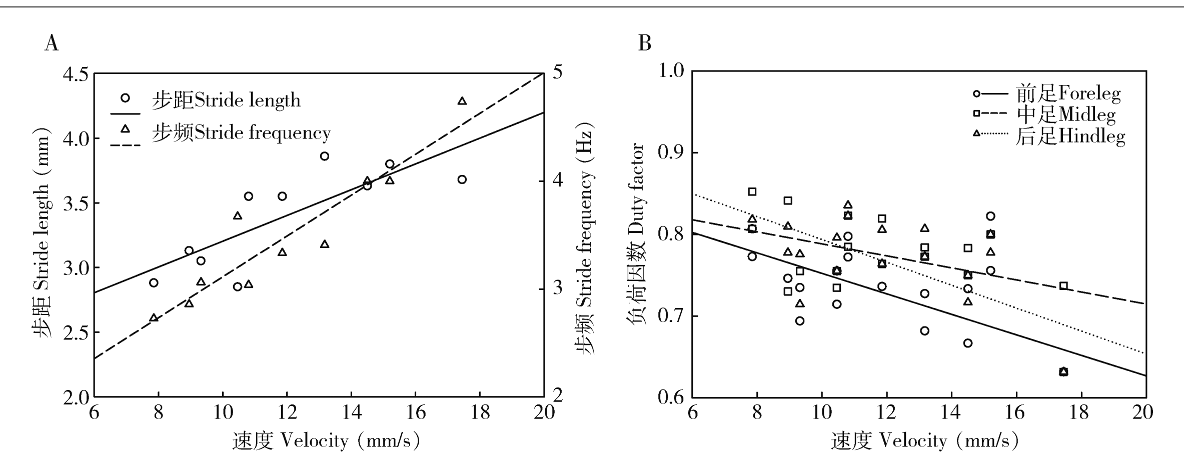


图 7 茄二十八星瓢虫雄成虫天花板爬行步距、步频(A)和负荷因数(B)与速度的线性回归

Fig. 7 Linear regression between velocity and stride length, stride frequency (A) and duty factor (B) of male adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

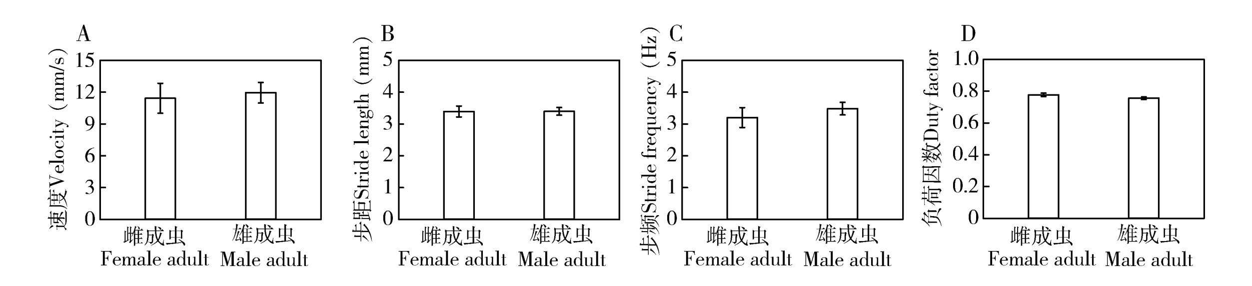


图 8 茄二十八星瓢虫雌、雄成虫天花板爬行的速度(A)、步距(B)、步频(C)和负荷因数(D)差异

Fig. 8 Difference in velocity (A), stride length (B), stride frequency (C) and duty factor (D) between female and male adults of *Henosepilachna vigintioctopunctata* moving on ceiling substrata

3 讨论

动物的运动速度由步距和步频共同影响。本研究结果表明,茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时速度的增加同时依靠步距和步频的增加, 但步距的变化相对步频的变化小,主要还是依靠步频的提高来实现。茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行的负荷因数始终随着速度的提高而降低,且负荷因数均与速度有显著相关性。Irschick 等(1996)用两种壁虎 *Gekko gecko* 和 *Hemidactylus garnotii* 进行试验,发现即使是在承受额外负荷的情况下,壁虎也是优先通过增加步频来提高速度。王周义等(2010b)对壁虎在竖直面内不同方向运动时的运动行为进行观察,发现无论是何种方向,壁虎均是主要依靠步频来提高速度。这些研究结果与本文的研究结果一致。

茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时的速度、步频和负荷因数均无显著差异,后续爬行行为的研究可不作性别区分。一些昆虫的运动行为被研究时,均未作性别区分,如黄斑蝽(类彦锋, 2011; Ji *et al.*, 2014)、仿爱夜蛾 *Apopestes spectrum*(汪万福等, 2014)、水黾(张兴旺, 2014)。

茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时,运动步态大部分与 Bartsch(2003)的规则三角步态一致,但无论雌雄成虫均存在同侧两足与另一侧一足形成不规则三角形的步态,如两前足与一侧后足形成一个三角形,两中足与另一侧后足形成另一个三角形。汪万福等(2014)对仿爱夜蛾成虫在莫高窟模拟壁画表面的运动行为进行研究,得出仿爱夜蛾成虫的运动步态大部分为 Bartsch(2003)的规则三角步态。吉爱红(2007)提出昆虫爬行运动的三角步态,可以保持其在壁面上运动时的稳定性。昆虫以三角步态行进,一组三角结构的 3 只足同时抬起时,另一组三角结构的 3 只足为支点,前足胫节肌肉收缩,拉动身体向前,后足胫节肌肉收缩,将虫体往前推,身体以中足为支点略微转动,这样虫体的重心就落在另一组三角结构的三足上,周而复始,昆虫可以以此稳定的停歇或前行(Full and Tu, 1990, 1991)。

茄二十八星瓢虫的运动姿态为平卧姿态。昆虫快速爬行时,足的作用类似弹簧,在制动相位时压

缩,动能和重力势能作为弹性势能被储存;在推进相位时弹回,弹性势能释放(Dickinson *et al.*, 2000; Schmitt and Holmes, 2000)。具体而言,在昆虫的一个步态循环中,后足主要是将身体往前推;前足主要是将身体往前拉;中足则主要是在前半个周期内将身体往前推,后半个周期内将身体往前拉(Crampton, 1923; Niederegger *et al.*, 2002)。

茄二十八星瓢虫雌雄成虫天花板爬行时的速度为3.77 ~ 19.32 mm/s,步距为2.63 ~ 4.51 mm,步频范围为1.32 ~ 4.74 Hz。昆虫的爬行速度和运动效率是影响其生物学适应性的因素之一,敏捷的速度将使昆虫能快速寻找到食物,并躲避天敌(Pelletier and Caissie, 2001)。对步行体而言,改变步态是增加自身负荷的一种简单方式(Huang and Waldron, 1990; Pelletier and Caissie, 2001)。动物必须克服由于质心偏离支撑点位而引起的翻转矩,才能保持身体的平衡(Norberg, 1986)。王周义等(2010a, 2010b)对壁虎的运动行为与动力学进行研究,结果表明由于运动方向的不同,壁虎的运动行为和运动作用力等均发生了相应的变化,其黏附和脱附时间均与速度无显著相关性。茄二十八星瓢虫大多在茄子叶片背面取食及活动,其运动过程中力的变化与速度的关系有待进一步研究。应用吸虫机防治田间害虫时,害虫是处在一个动态风场中,其需要不断克服翻转矩,以维持身体平衡。此时,害虫运动作用力和平衡的改变,其身体的上下压力差也发生改变,从而影响吸虫机的清除效率。

参考文献(References)

Autumn K, Hsieh ST, Dudek DM, Chen J, Chitaphan C, Full RJ, 2006. Dynamics of geckos running vertically. *J. Exp. Biol.*, 209: 260 – 272.

Bartsch MS, 2003. Micromachined Transducers for Insect Ground Reaction Force Measurement. PhD Dissertation, Stanford University, California.

Boiteau G, Misener GC, Singh RP, Bernard G, 1992. Evaluation of a vacuum collector for insect pest control in potato. *Am. J. Potato Res.*, 69(3): 157 – 166.

Brown CC, Huissoon JP, 2000. Temporal gait control of a quadruped robot. *Robot. Auton. Syst.*, 30(4): 305 – 314.

Brown IE, Loeb GE, 2000. A reductionist approach to creating and using neuromusculoskeletal models. In: Winters JM, Crago PE eds. Biomechanics and Neural Control of Posture and Movement. Springer, New York. 148 – 163.

Cai ZX, 2000. Robotics. Tsinghua University Press, Beijing. 20 – 45. [蔡自兴, 2000. 机器人学. 北京: 清华大学出版社. 20 – 45]

Chen DH, Tong J, Li CH, Zhang SJ, Chen BC, 2003. A review of man and animal gait and walking robot. *Journal of Jilin University (Engineering and Technology Edition)*, 33(4): 121 – 125. [陈东辉, 佟金, 李重焕, 张书军, 陈秉聪, 2003. 人和动物的步态与步行机器人. 吉林大学学报(工学版), 33(4): 121 – 125]

Chen JM, 2010. Gait Plan and Locomotion Simulation of Gecko Robot Moving on the Ceiling. MSc Thesis, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing. [陈建敏, 2012. 仿壁虎机器人负表面爬行的步态规划及运动仿真. 南京: 南京航空航天大学硕士学位论文]

Crampton GD, 1923. Preliminary note on the terminology applied on the parts of an insect's leg. *Can. Entomol.*, 55(6): 126 – 132.

Delcomyn F, 1984. Walking and running. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Pergamon Press, Oxford. 439 – 466.

Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MAR, Kram R, Lehman S, 2000. How animals move: an integrative view. *Science*, 288 (5463): 100 – 106.

Frantsevich L, Ji AH, Dai ZD, Wang JT, 2008. Adhesive properties of the arolium of a lantern-fly, *Lycorma delicatula* (Auchenorrhyncha, Fulgoridae). *J. Insect Physiol.*, 54(1): 818 – 827.

Full RJ, Tu MS, 1990. Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.*, 148: 129 – 146.

Full RJ, Tu MS, 1991. Mechanics of a rapid running insect: two-, four-, and six-legged locomotion. *J. Exp. Biol.*, 156: 215 – 231.

Gu WH, 2010. Locomotion and Reaction Force of Feet and Toes of Geckos Freely Moving on Different Inclined Planes. MSc Thesis, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing. [顾文华, 2010. 大壁虎在不同倾斜表面运动力学测试与比较分析. 南京: 南京航空航天大学硕士学位论文]

Han LB, 2012. Analysis of Locust's Grasping and Jumping Kinematical Reaction Force Experiment. MSc Thesis, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing. [韩龙宝, 2012. 蝗虫抓附及跳跃的运动力学测试与建模分析. 南京: 南京航空航天大学硕士学位论文]

Holmes P, Full RJ, Dan K, Guckenheimer J, 2006. The dynamics of legged locomotion: models, analyses, and challenges. *Siam Rev.*, 48(2): 207 – 304.

Hua DK, Gui LY, Zhang SB, Zhang ML, Zhang Q, 2014. The development and the use of pneumatic control for agricultural pests. *Journal of Environmental Entomology*, 36(4): 605 – 611. [华登科, 桂连友, 张善彪, 张曼来, 张琴, 2014. 气流控制农业害虫的发展与利用. 环境昆虫学报, 36(4): 605 – 611]

Huang MZ, Waldron KJ, 1990. Relationship between payload and speed in legged locomotion systems. *IEEE Trans. Rob. Autom.*, 6(5): 570 – 577.

Irschick DJ, Austin CC, Petren K, Fisher RN, Losos JB, Ellers AO, 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59(1): 21 – 35.

Ji AH, 2007. Animal's Surface Reaction Forces: Measuring System, Experiments and Analysis. PhD Dissertation, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing. [吉爱红, 2007. 动物运动

接触反力测试系统、实验与分析. 南京：南京航空航天大学博士学位论文]

Ji AH, Lei YF, Wang JT, Ni Y, Dong BZ, Dai ZD, 2014. Variation in spatial and temporal kinematics of level, vertical and inverted locomotion on a stinkbug *Erthesina fullo*. *Chin. Sci. Bull.*, 59(26): 3333 – 3340.

Lei YF, 2011. Locomotor Kinematics and Dynamics of Stinkbug *Erthesina fullo*/Rat *Rattus norregicus*. MSc Thesis, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing. [类彦锋, 2011. 黄斑蝽/白鼠运动学与动力学研究. 南京：南京航空航天大学硕士学位论文]

Li HK, Dai ZD, Shi AJ, 2009. Angular observation of joints of gecko's moving on horizontal and vertical surfaces. *Chin. Sci. Bull.*, 54(4): 592 – 598.

Manter JT, 1938. The dynamics of quadrupedal walking. *J. Exp. Biol.*, 15: 522 – 540.

Niederegger S, Gorb S, JiaoYK, 2002. Contact behaviour of tenent setae in attachment pads of the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). *J. Comp. Physiol. A*, 187(12): 961 – 970.

Norberg RÅ, 1986. Tree creeper climbing: mechanics, energetics and structural adaptations. *Ornis Scand.*, 17(3): 191 – 209.

Panneton B, Vincent C, Fleurat-Lessard F, 2001. Current status and prospects for the use of physical control in crop protection. In: Vincent C, Panneton B, Fleurat-Lessard F eds. Physical Control Methods in Plant Protection. Springer Verlag Berlin Heidelberg, and INRA, Paris. 261 – 269.

Pelletier Y, Caissie R, 2001. Behavioural and physical reactions of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) walking on a slanted surface. *Biol. Cybern.*, 84: 269 – 277.

Rubin S, Wright J, Young M, Whitaker D, Ahn A, 2014. Exceptional locomotory performance in *Paratarsotomus macropalpis* mites. *FASEB J.*, 28(1): 878.

Rubin S, Young HY, Wright JC, Whitaker DL, Ahn AN, 2016. Exceptional running and turning performance in a mite. *J. Exp. Biol.*, 219(5): 676 – 685.

Schmitt J, Holmes P, 2000. Mechanical models for insect locomotion: dynamics and stability in the horizon at plane Ⅱ. Theory. *Biol. Cybern.*, 83(6): 501 – 515.

Wang WF, Ji AH, Wu FS, Yan JF, Zhao LY, Zhang GB, Lin CY, 2014. Locomotive behavior and damaging mechanism of adult *Apopestes spectrum* (Lepidoptera: Noctuidae) on mural surface in a simulated cave of Mogao Grottoes, Dunhuang. *Acta Entomologica Sinica*, 57(6): 703 – 709. [汪万福, 吉爱红, 武发思, 闫俊峰, 赵林毅, 张国彬, 蔺创业, 2014. 仿爱夜蛾成虫在莫高窟模拟壁画表面的运动行为及其损害机理. 昆虫学报, 57(6): 703 – 709]

Wang ZY, Wang JT, Ji AH, Dai ZD, 2010a. Gecko's movement behavior and dynamics research on ceiling surface. *Chin. Sci. Bull.*, 55(9): 841 – 848. [王周义, 王金童, 吉爱红, 戴振东, 2010a. 大壁虎在天花板表面的运动行为与动力学研究. 科学通报, 55(9): 841 – 848]

Wang ZY, Wang JT, Ji AH, Dai ZD, 2010b. Behavior and dynamics of gecko locomotion: the effects of moving directions on a vertical surface. *Chin. Sci. Bull.*, 55(23): 2339 – 2349. [王周义, 王金童, 吉爱红, 戴振东, 2010b. 壁虎的运动行为与动力学研究：竖直面内运动方向的影响. 科学通报, 55(23): 2339 – 2349]

Yoshiaki K, 1980. Endocrine activities and photoperiodic sensitivity during prediapause period in the phytophagous lady beetle, *Epilachna vigintioctopunctata*. *Appl. Entomol. Zool.*, 15(1): 73 – 80.

Zaaf A, Damme RV, Herrel A, Aerts P, 2001. Spatio-temporal gait characteristics of level and vertical locomotion in a ground-dwelling and a climbing gecko. *J. Exp. Biol.*, 204: 1233 – 1246.

Zhang JP, Wang RB, Shen EH, Zhang ZK, 2009. An exploration of dynamics on neural control mechanism of insect locomotion. *Journal of Dynamics and Control*, 7(1): 29 – 34. [张健鹏, 王如彬, 沈恩华, 张志康, 2009. 关于昆虫步态运动时神经控制机理的动力学分析. 动力学与控制学报, 7(1): 29 – 34]

Zhang SB, Gui LY, Zhang ML, Zhang Q, 2013. A cyclone insect collector. China patent: 20131036655, 2014-12-20. [张善彪, 桂连友, 张曼来, 张琴, 2013. 一种旋风式负压气流捕虫机. 中国专利: 20131036655, 2014-12-20]

Zhang XW, 2014. Research on Wettability of Leg and Motion Characteristic of Water Strider. MSc Thesis, Jilin University, Changchun. [张兴旺, 2014. 水黾腿润湿性及水黾运动特性研究. 长春：吉林大学硕士学位论文]

（责任编辑：赵利辉）